

PAPER DETAILS

TITLE: Asmanin (*Vitis* spp.) Fungal Hastaliklarla Tesvik Edilen Savunma Mekanizmasi

AUTHORS: Gülhan GÜLBASAR KANDILLI,Gökhan SÖYLEMEZOGLU,Arif ATAK

PAGES: 45-55

ORIGINAL PDF URL: <https://dergipark.org.tr/tr/download/article-file/603130>

ASMANIN (*Vitis* spp.) FUNGAL HASTALIKLARLA TEŞVİK EDİLEN SAVUNMA MEKANİZMASI

Gülhan GÜLBASAR KANDİLLİ^{1*}, Gökhan SÖYLEMEZOĞLU², Arif ATAĞ³

¹Ziraat Yük. Müh., Atatürk Bahçe Kültürleri Merkez Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, YALOVA

²Prof., Ankara Üniversitesi, Ziraat Fakültesi, Bahçe Bitkileri Bölümü, ANKARA

³Dr., Atatürk Bahçe Kültürleri Merkez Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü, YALOVA

Geliş Tarihi / Received: 26.07.2017

Kabul Tarihi / Accepted: 12.11.2018

ÖZ

Ülkemiz bağcılık için elverişli iklim ve toprak yapısına sahiptir. Ülkemizde ve dünyada en yaygın yetiştiriciliği yapılan tür *Vitis vinifera* L.'dir. Şaraplık, sofralık ve kurutmalık tüketime uygun bu türe ait çeşitlerin neredeyse tamamı fungal hastalıklara hassastır. Bu nedenle hastalıklarla mücadelede yoğun fungusit kullanımı zorunlu hale gelmiştir. Aşırı fungusit kullanımı nedeniyle insan ve çevre sağlığı olumsuz etkilenmektedir. Dünyadaki en önemli asma hastalıkları fungal patojenlerin sebep olduğu külleme (*Uncinula necator* syn. *Erysiphe necator*) ve mildiyö (*Plasmopora viticola*)'dür. Bağcılıkta bu hastalıklara dayanıklı çeşitlerin kullanımı ekonomik ve çevresel yönden önemli yararlar sağlayacaktır. Bitkide hastalıklara dayanıklılık bakımından bitki savunma mekanizması hayati öneme sahiptir. Hastalıkların kontrolü için bitkinin sahip olduğu savunma mekanizmasını harekete geçirmeye yönelik uygulamalar tarımsal üretimin sürdürülebilirliği ve insan-çevre sağlığını korumak açısından oldukça önemlidir. Bu makalede asmanın fungal hastalıklarla harekete geçen savunma mekanizmasının nasıl çalıştığı anlatılmaktadır.

Anahtar Kelimeler: Dayanıklılık, savunma mekanizması, asma, hastalıklar

GRAPEVINE (*Vitis* spp.) DEFENCE MECHANISM TRIGGERED WITH FUNGAL DISEASE

ABSTRACT

Our country has climate and soil structure suitable for viticulture. *Vitis vinifera* L. is the most common species in our country and in the world. Varieties of this species are suitable for consumption of wine, table and raisin but almost all of them are highly susceptible to fungal diseases. For this reason, applying very intensive fungicide to control diseases has become compulsory. Due to using a very high amount of fungicide, human and environmental health are affected adversely. The most important diseases of grapevine worldwide are powdery mildew (*Uncinula necator* syn. *Erysiphe necator*) and downy mildew (*Plasmopora viticola*), which were caused by the fungal pathogens. The use of resistance cultivars will result in significant economic and environmental benefits. Plant defense mechanism has vital importance in resistance to plant diseases. Practices to mobilize the defense mechanism of the plant for disease control are important in many respects such as sustainable agricultural production and the protection of human-environment health. This article explains how the defense mechanism of grapevine that acts with fungal disease works.

Keywords: Resistance, defense mechanism, grapevine, diseases

GİRİŞ

Tüm canlıların hastalıklara ve yaşam süreçlerini tehdit eden diğer tehlikelere karşı bir savunma sistemine sahip oldukları uzun zamandır bilinmektedir. Bitkilerde bulunan savunma mekanizması bir patojen saldırısı

esnasında yâda stresle karşılaştıkları koşullarda ortaya çıkmaktadır. Bitki ve patojenler birbirleriyle mücadele etmek için gelişmiş özelliklere sahiptir. Bitkilerdeki duruma baktığımızda; bitkiler çok gelişmiş ve hızlı bir şekilde hazır hale gelebilen bir savunma mekanizmasıyla donanmıştır. Onlarla aynı

*Sorumlu yazar / Corresponding author: gulhan.gulbasarsire@tarimorman.gov.tr

kökten gelen patojenler bu savunma sisteminin üstesinden gelmek için karşı stratejiler geliştirir. Bitkiler ve patojenler arasındaki bu durum “silahlanma yarışı” olarak adlandırılır [8]. Fenotipik açıdan benzer iki farklı bitki savunma yanıt sistemi vardır. Sistemik Kazanılmış Dayanıklılık (SAR) ve Teşvik Edilmiş Dayanıklılık (ISR). SAR (Systemic Acquired Resistance) patojenin tanınmasını takip eden dönemde SA (Salisilik Asit) sinyal yolunun aktif hale gelmesiyle harekete geçer [55]. ISR ise toprakta bulunan yararlı mikroorganizmalar ya da onların metabolitlerinin kök ya da yaprak aracılığıyla JA (Jasmonik asit) ve ET (Etilen) sinyal yollarını aktif hale getirmesiyle gerçekleşir [72, 67, 77, 55].

Bitki bağışıklık sistemi sağlıklı bitkilerde pasif durumdadır. Bu sistem uyanmak ve hastalıklarla mücadele etmek için özel sinyallere ihtiyaç duyar. Bu sinyaller istilacı patojenlerden gelir ve “Patojenle İlişkili Moleküler Yapı (PAMP)” olarak adlandırılır [52, 65]. Potansiyel patojenler birçok PAMPs içerir ve onlar bitki bağışıklık sistemini aktive etmek için alarm sinyalleri olarak hizmet verir [12, 74, 85]. Patojenler ayrıca efektör olarak adlandırılan diğer gizli moleküllere sahiptir. Bu efektörler, patojene maruz kaldıktan sonra aktif hale gelen bitki bağışıklık sistemini tekrar pasif hale getirir [68]. Efektörler PAMP’ın tetiklediği bağışıklığı baskı altına alarak hassasiyeti uyarır. Ayrıca efektörler PRRs (Pattern Recognition Receptors) le bağlanarak bitki hücresindeki savunma yanıtlarını durdurabilir [81, 61]. Patojenle İlişkili Moleküler Yapılar (PAMP) Tarafından Uyarılan Bitki Bağışıklığı (PTI) savunmanın ilk aşamasıdır ve bitkinin maruz kaldığı mikroorganizmaların tümüne karşı koruma kalkanıdır. PTI patojen tarafından salgılanan patojene özgü moleküllerin ve bitki hücresinin plazma zarında bulunan hücre dışı yapı tanımlayan reseptörlerin etkileşimiyle aktif hale gelir [10].

Fakat gelişme sürecinde bazı izolatlar konukçu bitkiyle uyumlu hale gelir ve efektör proteinlerinin gelişimiyle bitki hücrelerinde PTI baskılanır. Bu baskı sonrası patojen, bitki için öldürücü etkiye sahiptir. Bitki PTI’nın yeterli olmadığı durumlarda efektör proteinleriyle başa çıkabilmek için bu efektörleri tanıyabilen ek reseptörlere ihtiyaç

duyar (R proteinleri). Böylece ETI (Efektör Tarafından Tetiklenen Bağışıklık) oluşur. R proteinleri efektörlerle doğrudan ya da dolaylı etkileşime geçer. ETI Programlı hücre ölümüyle ilişkili, asmayı küllemeden ve diğer biyotrofik patojenlerden koruyan en yaygın savunma mekanizması parçasıdır [56].

Kısaca özetlemek gerekirse bitkinin hücre içinde oluşan dayanıklılık tepkilerinde art arda birbirine bağlı iki temel form oluşur.

•PAMP (Patojenle İlişkili Moleküler Yapı) Tarafından Tetiklenen Savunma: PTI

•Effector–Triggered Immunity: Efektör Tarafından Tetiklenen Savunma ETI [20].

Bitki bağışıklık sisteminin erken, hızlı ve güçlü aktivasyonu patojenlere karşı güçlü bir savunma için gereklidir. PAMP–PRR sinyal kompleksinin erken ve güçlü hareketi patojen istilasından ve şiddetli efektör salgılanmasından önce gerçekleşmesi durumunda, savunma gücünü tetikleyecek ve bitki hastalıklarının etkili bir şekilde yönetilmesini sağlayacaktır [53, 1]. Bitki hastalıkları, PAMP, PIMP, PRR gibi sinyal yapıları tarafından bitki bağışıklık sistemini aktif hale getirerek kontrol edilebilir [80]. Bitki savunmanın aktivasyonu, bitki hastalıklarının kontrolünde çevreye duyarlı araçların ortaya çıkmasını sağladığı için umut vadetmektedir [70].

Fungal Patojenlere Karşı Asmada Savunma Sisteminin İşleyişi

Fungal PAMP olan kitin fungus hücre duvarının temel bileşenidir. Patojenle İlişkili Moleküler Yapı (PAMP) Kitin, lizin motif (LysM) alıcı benzeri kinaz (reseptör–like kinaz) tarafından saptanır. Bu esnada sırasıyla mitojen aktif protein kinazlar (mitogen–activated protein kinase) kademeli şekilde aktif hale gelir. Bu reaktif oksijen türlerinin açığa çıkması, savunma genlerinin aktivasyonu, bitki savunma hormonlarının sinyal iletişimi ve sentezi, fitoaleksin sentezi ve hücre duvarının güçlendirilmesi gibi çoklu savunma sistemlerini devreye sokar [50]. Asma savunması fungal patojenlerin büyümesini ve istilasını durdurmak için iki temel strateji kullanır.

•PCD (Programmed Cell Death) Programlı hücre ölümü, diğer adıyla (Hipersensitif Tepki)

•Penetrasyon dayanıklılığı

Programlı hücre ölümünde patojen nüfuz etmiş epidermal hücreyle birlikte istila edilmiş tüm hücreler programlı bir şekilde ölür. Bitki, patojenin ihtiyaç duyduğu gıda desteğini sona erdirir. Konukçu bitkinin istilacı patojeni tanınması gen-ichen-gen modeli olarak adlandırılır ve dominant bir avirulence (avr) geni ve ona yanıt olarak konukçu bitkide ortaya çıkan dominant bir R geni arasındaki etkileşimi belirler [28]. Yani bitkinin taşıdığı R geni ve bu genin ürettiği R proteinleri, patojene ait avr geninin ürettiği ürünleri algılar ve direnç oluşumunu sağlamak için göreve başlar. R genleri başladığı görevde ilk olarak saldırı bölgesinde hızla hücre ölümü gerçekleştirir (Hipersensitif tepki, HR) ve patojenin o bölgedeki faaliyetini kesin bir şekilde kısıtlar. Hipersensitif tepki sonrası nekrotik bir lezyon oluşur ardından ya aşırı hassasiyetin yanıtının bir bölümü yâda hastalığın semptomu olarak SAR (Sistemik Kazanılmış Dayanıklılık)'ın gerçekleşme yolu harekete geçirilir.

Penetrasyon dayanıklılığında ise patojen daha hücre içine girmeden, çimlenen sporların hücre duvarını kırması engellenir [56]. Asmayla ilgili yapılmış çalışmalarda dayanıklı *Vitis* türlerinde programlı hücre ölümünü, bazı dayanıklı *Vitaceae* familyası üyelerinde ise penetrasyon dayanıklılığını görmek mümkündür [26].

Vitis türlerinin bazıları farklı düzeylerde külemeye dayanıklıdır. Örneğin *V. riparia*, *V. aestivalis* ve *V. rupestris*. Bu türlerin *Vitis vinifera*'dan daha dayanıklı olmalarının nedeninin patojene uzun yıllar maruz kalmaları sonucunda oluşan zaman içinde gelişmiş dayanıklılık olduğu düşünülmektedir [11, 29].

Feechan ve ark. [26] yapmış oldukları çalışmada *Vitaceae* familyasına ait farklı türlerin külemeye (*Erysiphe necator*) karşı savunma yanıtlarını incelemişlerdir. Dayanıklılık sınıflaması:

- 1-Hassas,
- 2-Kısmen dayanıklı,
- 3-Programlı hücre ölümüyle (PCD) ilişkili dayanıklılık,
- 4-Penetrasyon dayanıklılığı olarak yapılmıştır (Şekil 1).

Şekil 1 incelendiğinde küleme patojeni *E. necator*'un asma bitki hücrelerine penetre olması esnasında geçirdiği 2 evre (appressorium ve haustorium) ve farklı *Vitaceae* familya üyelerinde evrelerin toplam dayanıklılık

üzerine etkileri görülmektedir (A). Alt kısımda ise farklı *Vitaceae* üyelerinde gerçekleşen programlı hücre ölümü (PCD) nekrozlarını kahverengi lekeler halinde ve penetrasyon dayanıklılığını (E) appressorium evresinde kalan çimlenememiş sporlar görülmektedir. Çalışmada kullanılan *Vitis* türlerinin dayanıklılık durumlarına bakıldığında *V. riparia* ve *V. rupestris*, *V. vinifera*'ya göre külemeye (*E. necator*) daha yüksek oranda penetrasyon dayanıklılığı göstermişlerdir (Şekil 1. A, C). Ayrıca bu iki türde hassas *V. vinifera*'ya göre önemli ölçüde daha çok Programlı hücre ölümü (PCD) gerçekleşmiştir. Tamamen dayanıklı olan *Vitis rotundifolia*'da (syn. *Muscadinia rotundifolia*) küleme sporlarının gelişmesi tamamen kısıtlanmıştır. Çimlenmiş konidilerin bulunduğu hücrelerde Programlı hücre ölümü çok hızlı gerçekleşmiştir (Şekil 1. A, D).

Asmada Dayanıklılık Mekanizmasını Anlamaya Yönelik Çalışmalar

Bitkilerde dayanıklılığın nasıl çalıştığı hala tam olarak bilinmemektedir. Dayanıklı ve hassas çeşitlerle ilgili yapılan çalışmalarda dayanıklı bireylerin patojene karşı tutumu çeşitli testlerle araştırılmaktadır.

National Center for Biotechnology Information (NCBI) veri tabanındaki homolog genlerin kabul edilen fonksiyonlarına göre cDNA mikroarray analizleriyle elde edilebilecek bilgiler şunlardır:

- Stres ve savunma,
- Transkripsiyon regülasyonu,
- Kloroplast gen ekspresyonunun regülasyonu,
- Fotosentez,
- Enerji,
- Sinyal iletişimi,
- Protein modülasyonu,
- Bilinmeyen fonksiyonlar [4].

Sinyal iletişiminde görev alan bazı enzimlerin, protein yâda protein benzeri yapıların miktarı bize asmanın dayanıklılık durumuna ilişkin bilgi vermektedir (Çizelge 1).

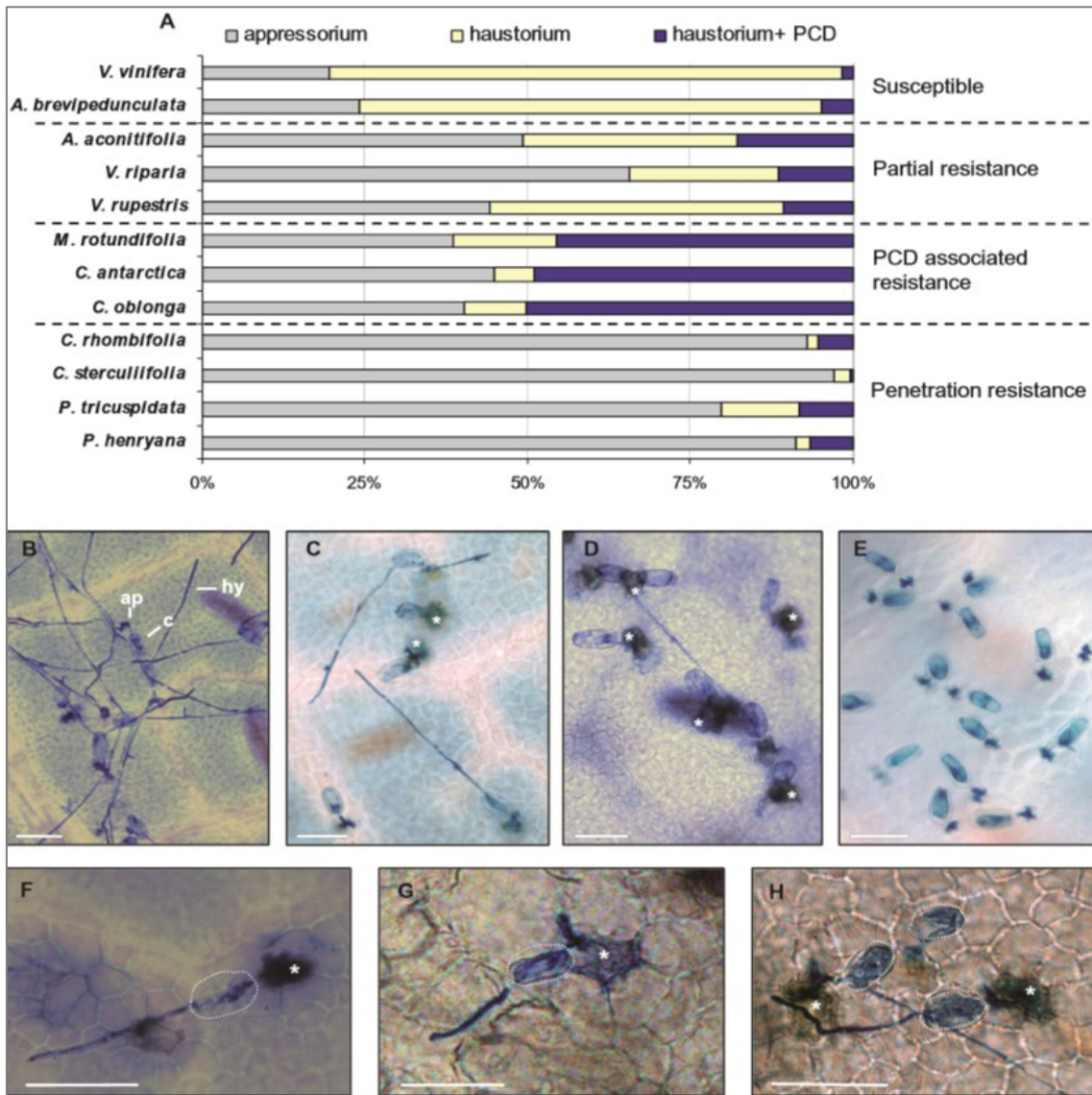
Çizelge 1'de gösterilen ve sinyal iletişiminde görev alan enzimlerden subtilisin-like proteazlar bitki sinyal iletişim basamaklarında ve bitki gelişiminde hayli önemli fonksiyonları yerine getiren serine proteazlardır [27]. Phenylalanine Ammonia

Lyase (PAL) ise bitki sinyal iletişimde önemli bir sinyal olan SA (Salisilik asit) sentezini gerçekleştirir [43, 84, 45, 64]. WD-repeat protein-like doğada düzenleyici olarak görev yapar, enzim değildir. Hücre fonksiyonlarından biri olan sinyal iletişimini düzenlerler [35]. S-adenosylmethionine synthetase sinyal iletişimde bir sinyal olan ET (Etilen)'nin prekürsörü olan ve S-adenosylmethionine'nin biyosentezini katalize eden bir enzimdir [44]. Cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD) lignin biyosentezinde anahtar enzimdir [24].

Çizelge 1. Sinyal iletişimde görev alan protein ve enzimler

Table 1. Proteins and enzymes involved in signal transduction

Yapı	Yöntem Method	Literatür Literature
Subtilisin-like protease	qRT-PCR	71, 69, 32, 17
Phenylalanine Ammonia Lyase (PAL)	qRT-PCR	39, 57, 47, 80
WD-repeat protein-like	qRT-PCR	54, 76
S-adenosylmethionine synthetase	qRT-PCR	58
Cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD)	qRT-PCR	9, 80



A) Farklı Vitaceae üyelerinde enfeksiyonun penetrasyon frekansı B) Hassas *Vitis vinifera* (ap: appressorium, hy: hypha, c: conidia) C) Kısmen hassas *Vitis riparia*, D) Programlı hücre ölümüyle (PCD) dayanıklı *Muscadinia rotundifolia*, E) Penetrasyona dayanıklı *Parthenocissus tricuspidata*, F) *M. rotundifolia*'da programlı hücre ölümü (PCD), G) *Cissus antarctica*'da Programlı hücre ölümü (PCD), H) *Cissus oblonga*'da Programlı hücre ölümü (PCD) [26].

Şekil 1. Farklı Vitaceae üyelerinin küllemeye (*Erysiphe necator*) karşı savunma yanıtları

Figure 1. Susceptibility of different Vitaceae species to *Erysiphe necator* infection

Amrine ve ark. [3] Küllemeye dayanıklılıkla ilişkili genleri belirlemeye yönelik çalışmasında REN1 lokusuna sahip 7 dayanıklı çeşitte dayanıklılıkla ilişkili 4 gen belirlenmiştir. Bunlar:

- 1–Lysine histidine transporter 2,
- 2–Ribosomal protein,
- 3–Membrane bound O–acyltransferase (MBOAT),
- 4–LRR receptor–like serine/threonine–protein kinaz’dır.

Qiu ve ark. [56] tarafından yapılan çalışmayla saptanan asmada küllemeye dayanıklılık ve hassasiyeti belirleyen genler aşağıda verilmiştir:

- 1–Gelişmiş Hastalık Hassasiyeti (Enhanced Disease Susceptibility 1 (EDS1)) [29, 30, 31],
- 2–Külleme/Mildiyö Dayanıklılık Lokusu O (Mildew Resistance Locus O (MLOs)),
- 3–Alıcı Benzeri Kinazlar (Receptor–like kinases (RLKs)),
- 4–Mitogen Akif Protein kinazlar (Mitogen–activated protein kinases (MAPKs)) [29].

Bunlardan Külleme/Mildiyö Dayanıklılık Lokusu O (MLOs) negatif etkili savunma yanıtı olan genlerdir. Külleme patojenine maruz kalan asmada hassasiyeti artırır [14, 56].

Küllemeyle ilgili bulunan lokuslara sahip, adı geçen türlerin küllemeye dayanıklılığa güçlü bir referans olan R–genlerini içerdiği düşünülmektedir [56] (Çizelge 2). Ayrıca en son yapılan çalışmalarda bulunan REN6 ve REN7 lokuslarına sahip *V. piasezkii*’nin çalışmalara konu olan tüm *Vitis* türleri içinde en hızlı PCD gerçekleştiren ve en hızlı savunma yanıtı veren tür olduğunu söylemek mümkündür. RUN1 lokusuyla aynı konumda 12. kromozomda ayrıca mildiyö dayanıklılık (RPV1) lokusu bulunmaktadır [56]. Yine 14. kromozom farklı asma türlerinde hem külleme hem de mildiyö dayanıklılık lokuslarına (REN2, REN5, RPV8, RPV12) sahiptir (Çizelge 2).

Liu ve ark. [46] çalışmalarında mildiyöye (*P. viticola*) dayanıklı, kısmen dayanıklı ve hassas olan üç farklı *Vitis* türünün dayanıklılık durumlarını incelemiş ve sonuçların asmada etkili olan diğer fungal patojenlere karşı dayanıklılık yanıtlarına paralel olduğu görülmüştür (Çizelge 3).

Çizelge 2. Asma tür ve çeşitlerinde külleme ve mildiyöye karşı dayanıklılıkla ilgili bulunan gen bölgeleri [5]

Table 2. Main resistance locus in grapevine species that confer resistance to the powdery mildew and downy mildew [5]

R–Lokus	Tür/Çeşit Adı	Fungal Etmen	Kromozom
RUN1	<i>M. rotundifolia</i> ‘Thomas’	<i>Uncinula necator</i>	12
RUN2	<i>M. rotundifolia</i> ‘Magnolia’	<i>Uncinula necator</i>	18
REN1	<i>V. vinifera</i> ‘Kismish vatkana’	<i>Erysiphe necator</i>	13
REN2	<i>V. cinerea</i> ‘Illionis 547–1’	<i>Erysiphe necator</i>	14
REN3	Türler arası melez ‘Regent’	<i>Erysiphe necator</i>	15
REN4	<i>V. romanetii</i>	<i>Erysiphe necator</i>	18
REN5	<i>M. rotundifolia</i> ‘Regale’	<i>Erysiphe necator</i>	14
REN6	<i>V. piasezkii</i>	<i>Erysiphe necator</i>	9
REN7	<i>V. piasezkii</i>	<i>Erysiphe necator</i>	19
RPV1	<i>M. rotundifolia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	12
RPV2	<i>M. rotundifolia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	18
RPV3	Türler arası melez ‘Regent’	<i>Plasmopara viticola</i>	18
RPV4	Türler arası melez ‘Regent’	<i>Plasmopara viticola</i>	4
RPV5	<i>V. riparia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	9
RPV6	<i>V. riparia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	12
RPV7	Türler arası melez ‘Bianca’	<i>Plasmopara viticola</i>	7
RPV8	<i>V. amurensis</i> ‘Ruprecht’	<i>Plasmopara viticola</i>	14
RPV9	<i>V. riparia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	7
RPV10	<i>V. amurensis</i> ‘Solaris’	<i>Plasmopara viticola</i>	9
RPV11	Türler arası melez ‘Regent’	<i>Plasmopara viticola</i>	5
RPV12	<i>V. amurensis</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	14
RPV13	<i>V. riparia</i>	<i>Plasmopara viticola</i>	12

Bazı Aktivatörlerin Asmalardaki Savunma Sistemine Etkileri

Transkripsiyon faktörleri Salisilik aside (SA) dayalı SAR’ın tetiklenmesinde önemli rol oynar. SA, transkripsiyon faktörlerini aktive eden savunma genlerini ifadesinin artması yönünde uyarır. Bazı transkripsiyon faktörleri JA (Jasmonik asit) yolunun biyosenteziyle aktif hale gelir. JA birkaç transkripsiyon faktörünün ekspresyonunu tetikleyebilir. Ayrıca bazı transkripsiyon faktörlerinin ekspresyonunu baskılar. Transkripsiyon

faktörleri ayrıca etilen sinyal sistemini de düzenler. Bilinen bazı savunma aktivatörleri:

- BTH (Benzothiadiazole),
- BABA (β -aminobutyric acid),
- Bazı rhizobakterialar *Pseudomonas fluorescens* gibi.

Transkripsiyon faktörlerini düzenleyen bu savunma aktivatörleri ve rhizobakterialar bitki hastalıklarını sürdürülebilir olarak yönetmede potansiyel araçlardır [75].

Çizelge 3. Bazı *Vitis* türlerinin mildiyöye (*Plasmopora viticola*) karşı farklı savunma yanıtları [46]

Table 3. Different defense responses of some *Vitis* species to downy mildew (*Plasmopara viticola*) [46]

Bulgu	Tür Adı / Type Name		
	<i>M. rotundifolia</i>	<i>V. amurensis</i>	<i>V. vinifera</i>
Dayanıklılık düzeyi	Tamamen dayanıklı	Tolerant	Hassas
Patojen	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)
Hipersensitif tepki nekrozu	Var	Var	Görülmedi
SA düzeyi	Çok yüksek ve erken dönemde hızla artan	Çok az artan	Hafif değişim gösteren
JA düzeyi	Çok yüksek ve erken dönemde hızla artan	Çok yüksek ve hızla artan	Değişim çok az
ABA düzeyi	Çok yüksek ve hızla artan	Hafif artış gösteren	Geç dönemde hızla artan
Etkili genler	PAL, ICS2, NPR1, TGA1, PR1, PAD4	NPR1, PR1, PAL, ICS2	NPR1, EDS1

Erken: 2 hpi (inokulasyondan 2 saat sonra), Geç: 1 dpi (inokulasyondan 1 gün sonra)

Çizelge 4. Asmada kullanılan bazı savunma aktivatörleri ile ilgili yapılmış çalışmalar
Table 4. The studies associated with some defense activators used in grapevine

Kullanılan aktivatör	Etki ettiği fungal hastalık	Etki düzeyi	Referans
BTH (Benzothiadiazole)	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Az etkili	36
BABA (β -aminobutyric acid)	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Etkili	38, 19
	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Etkili	36, 18, 19, 38, 22
Metil Jasmonat	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Orta etkili	36
	Gri Küf (<i>Botrytis cinerea</i>)	Etkili	79
	Külleme (<i>E. necator</i>)	Etkili	7
ABA (Absisik asit)	Mildiyö (<i>P. viticola</i>)	Az etkili	36
		Etkili	2

Patojenle ilişkili bir yapı (PAMP) olan Chitosan avirulence genlerinin ürünüdür [40] ve bitki savunma mekanizmasını tetikleyen etkiye sahiptir [63, 40, 21, 48, 6, 73, 41, 37, 66].

Bu etki phenylalanine ammonia-lyase (PAL) ve chalcone sentezi gibi phenylpropanoid sinyal yolunu aktif hale getiren anahtar enzimlerin sentezi [51, 15], JA birikiminin teşvik edilmesi [78, 25, 21] ve bu yapılar gibi savunma yanıtında rol oynayan birçok kimyasalın sentezi ile bu sentezi sağlayan genlerin ekspresyonuna yol açar.

Asmada chitosanın ticari formülasyonun uygulandığı çalışmalara baktığımızda chitosanın külleme hastalığında savunma yanıtlarını harekete geçirdiğini söylemek mümkündür. Chitosan uygulamasının asmada küllemeyi önlemede etkili olduğu [34] ve toplam fenol içeriğini ve antioksidan aktivitesini arttırdığı belirlenmiştir [42]. Ayrıca chitosanın üzümde gri küf (*Botrytis cinerea*)'ya karşı oldukça etkili olduğu yapılan birçok çalışmayla ortaya konulmuştur [59, 60, 82, 23, 49]. Ayrıca BABA (β -aminobutyric acid)'nın Mildiyöye karşı etkili olduğu yapılan çalışmalarla belirlenmiştir (Çizelge 4).

SONUÇ

Bitki patojenle ilişkisinde iki temel savunma stratejisine sahiptir ve bu iki temel stratejiyi harekete geçiren yapıların kökeni patojenlerdir. İlk olarak patojenle karşılaşan bitki reseptörleri patojenden gelen ve PAMP (Patojenle İlişkili Moleküler Yapı) olarak adlandırılan yapıları tanımakta ve savunma mekanizması devreye girmektedir. Bu savunma PTI olarak adlandırılmaktadır (PAMP Tarafından Tetiklenen Savunma). Bazı durumlarda bitkinin savunma için gerçekleştirdiği protein salgısını baskılamak için patojen ikincil bir saldırıya geçer. Burada etkili olan yapıların genel adı efektördür ve bu ikinci saldırıyla harekete geçen savunma mekanizmasının adı ETI (Efektör Tarafından Tetiklenen Savunma)'dır.

Asmanın savunma mekanizması incelendiğinde en önemli iki fungal hastalık (külleme ve mildiyö) için gerçekleşen savunma işleyişinin etkili olan genler farklı olsa da birbirine benzer şekilde gerçekleştiği görülmektedir. Fitohormon olarak adlandırılan SA (Salisilik asit) [29, 13], JA (Jasmonik asit) ve ABA (Absisik asit) düzeyi, dayanıklı *Vitis* türlerinde enfeksiyondan sonra hızla artmaktadır [16, 80, 46]. Hassas çeşitlerde bu

artışın sınırlı olduğu görülmektedir. Gen Ontolojisi (GO) bileşenlerinin belirlenmesi, SAR ve salisilik asit tarafından düzenlenen sinyal yolu, SA sinyal iletişimi asmanın külemeye karşı savunmasında aktif rol oynar [80].

Fungal hastalıklara maruz kalan dayanıklı çeşitler savunma sistemlerini aktif olarak kullanırken, hassas çeşitlerin fitohormon sinyal yolları ve aktif genler bakımından daha pasif kaldıkları görülmektedir. Bir asma çeşidinin dayanıklılık mekanizmasının aktivitesini ölçmede en önemli unsurların başında Programlı Hücre Ölümü (PCD) gelmektedir. Programlı hücre ölümü patojenin penetre olduğu epidermal hücrenin ve onu çevreleyen komşu hücrelerin eş zamanlı olarak ölmesidir [62, 33, 83]. Hipersensitif Tepki nekrozlarının varlığı bir asma çeşidinin dayanıklılığı konusunda bilgi vermektedir. Dayanıklı çeşitlerde ölen hücrelerin oluşturduğu kahverengi nekrozlar programlı hücre ölümünün göstergesidir. Kısmen dayanıklı çeşitlerde nekroz oluşumu sınırlı olmakla birlikte hassas çeşitlerde çok nadir rastlanmaktadır.

Çalışmalarda dayanıklılık mekanizması aktivitesini ölçen diğer bir gösterge ise mekanizmayla ilişkili fitohormonlardır (SA, JA, ABA). Bir asma çeşidi patojenle inokule edildiğinde bitkinin dayanıklılık düzeyine göre bu fitohormonların salgı zamanları ve miktarları değişkenlik gösterir. Dayanıklı bir asma çeşidinde patojenle inokulasyondan kısa bir süre sonra (inokulasyondan 2 saat sonra) yüksek miktarlarda aktif hale gelirken, kısmen hassas çeşitlerde bu süre 12 saat ve üstü zamana kadar uzamakta ve dayanıklı çeşitlere göre daha az miktarlarda salgılanmaktadır.

Bitki hastalıklarının kontrolü için bitki savunma mekanizmasını harekete geçiren biyostimulant, fitohormon, elisitör gibi farklı isimlerle adlandırılan preparatların dışarıdan uygulandığı ve umut verici sonuçlar alındığı görülmektedir (Çizelge 3). Farklı *Vitis* türlerine mensup asma çeşitleri ile yapılan bu tür çalışmaların sayısı oldukça sınırlıdır. Özellikle sentetik fungusit uygulamalarına alternatif olabilecek, toksik etkileri olmaması sebebiyle çevre ve insan sağlığıyla dost olan doğal kökenli preparatlarla ilgili araştırmaların hızla artması beklenmektedir. Aynı zamanda bitki savunma mekanizmasının yeterince

anlaşılması sürdürülebilir bağcılık uygulamalarının yaygınlaşmasını da beraberinde getirecektir.

KAYNAKLAR

1. Aghnoum, R. and Niks, R.E., 2012. Compatible Puccinia hordei infection in barley induces basal defense to subsequent infection by *Blumeria graminis*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 77:17–22.
2. Allegre, M., Heloir, M.C., Trouvelot, S., Daire, X., Pugin, A., Wendehenne, D. and Adrian, M., 2009. Are Grapevine Stomata Involved in the elicitor-induced protection against downy mildew? *MPMI* 22:977–986.
3. Amrine, K.C.H., Blanco-Ulate B., Riaz, S., Pap, D., Jones, L., Figueroa-Balderas, R., Walker, M.A. and Cantu, D., 2015. Comparative transcriptomics of Central Asian *Vitis vinifera* accessions reveals distinct defense strategies against powdery mildew. *Hortic. Res.* 2:15037.
4. Anonim, 2017. National Center for Biotechnology Information (NCBI) Database (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) (Erişim Tarihi: 27.07.2017).
5. Anonim, 2014. Grape Genome Browser. (<http://www.genoscope.cns.fr>) (Erişim Tarihi: 25.07.2014).
6. Balbi, V. and Devoto, A., 2008. Jasmonate signalling network in *Arabidopsis thaliana*: Crucial regulatory nodes and new physiological scenarios. *New Phytol.* 177:301–318.
7. Belhadj, A., Saigne, C., Telef, N., Cluzet, S., Bouscalt, J., Corio-Costet, M.F. and Merillon, J.M., 2006. Methyl Jasmonate Induces Defense Responses in Grapevine and Triggers Protection against *Erysiphe necator*. *J. Agric. Food Chem.* 54:9119–9125.
8. Bent, A.F. and Mackey, D., 2007. Elicitors, effectors and R genes: the new paradigm and a lifetime supply of questions. *Annu. Rev. Phytopathology* 45:399–436.
9. Blanco-Portales, R., Medina-Escobar, N., Lo'pez-Ra'ez, J.A., Gonza'les-Reyes, J.A., Villalba, J.M., Moyano, E., Caballero, J.L. and Mun'oz-Blanco, J., 2002. Cloning, expression and immuno

- localization pattern of a cinnamyl alcohol dehydrogenase gene from strawberry (*Fragaria ananassa* cv. Chandler). *J. Exp. Bot.* 53:1723–1734.
10. Boller, T. and Felix, G., 2009. A renaissance of: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annu. Rev. Plant. Biol.* 60:379–406.
 11. Boubals, D., 1961. Etude des causes de la résistance des Vitacées à l'oidium de la vigne *Uncinula necator* (Schw. Burr.) et leur mode de transmission héréditaire. *Ann. L'Amél. des Plantes* 11:401–500.
 12. Böhm, H., Albert, I., Fan, L. and Nürnberger, T.R.A., 2014. Immune receptor complexes at the plant surface. *Curr. Opin. Plant Biol.* 20:47–54.
 13. Busam, G., Kassemeyer, H.H. and Matern, U., 1997. Differential expression of chitinases in *Vitis vinifera* L. responding to systemic acquired resistance activators or fungal challenge. *Plant Physiol.* 115:1029–1038.
 14. Buschges, R., Hollricher, K., Panstruga, R., Simons, G. and Wolter, M., 1997. The barley Mlo gene: a novel control element of plant pathogen resistance. *Cell.* 88:695–705.
 15. Chen, H., Seguin, P., Archambault, A., Constan, L. and Jabaji, S., 2009. Gene expression and isoflavone concentrations in soybean sprouts treated with chitosan. *Crop. Sci.* 49:224–236.
 16. Chong, J., Henanff, G.L., Bertsch, C. and Walter, B., 2007. Identification, expression analysis and characterization of defense and signaling genes in *Vitis vinifera*. *Plant Physiol. Biochem.* 46:1–13.
 17. Coffeen, W.C. and Wolpert, T.J., 2004. Purification and characterization of serine proteases that exhibit caspase-like activity are associated with programmed cell death in *Avena sativa*. *The Plant Cell* 16:857–873.
 18. Cohen, Y., Reuveni, M. and Baider, A., 1999. Local and systemic activity of BABA (DL-3-aminobutyric acid) against *Plasmopara viticola* in grapevines. *Eur. J. Plant Pathol.* 105:351–361.
 19. Dagostin, S., Scharer, H.J., Pertot, I. and Tamm, L., 2011. Are there alternatives to copper for controlling grapevine downy mildew in organic viticulture? *Crop Prot.* 30:776–788.
 20. Dangl, J.L., Horvath, D.M. and Staskawicz, B.J., 2013. Pivoting the plant immune system from dissection to deployment. *Science* 341:746–751.
 21. Doares, S.H., Syrovets, T., Weiler, E.W. and Ryan, C.A., 1995. Oligogalacturonides and chitosan activate plant defensive genes through the octadecanoid pathway. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 92:4095–4098.
 22. Dubreuil-Maurizi, C., Trouvelot, S., Frettinger, P., Pugin, A., Wendehenne, D. and Poinssot, B., 2010. Beta-aminobutyric acid primes on NADPH oxidase-dependent reactive oxygen species production during grapevine-triggered immunity. *Mol. Plant-Microbe In.* 23:1012–1021.
 23. Elmer, P.A.G. and Reglinski, T., 2006. Biosuppression of *Botrytis cinerea* in grapes. *Plant. Pathol.* 55:155–177.
 24. Eom, S.H., Kim, H. and Hyun, T.K., 2016. The cinnamyl alcohol dehydrogenase (CAD) gene family in flax (*Linum usitatissimum* L.): Insight from expression profiling of cads induced by elicitors in cultured flax cells. *Arch. Biol. Sci.* 68(3):603–612.
 25. Fabro, G., Di Rienzo, J.A., Voigt, C.A., Savchenko, T., Dehesh, K., Somerville, S. and Alvarez, M.E., 2008. Genome-wide expression profiling *Arabidopsis* at the stage of *Golovinomyces cichoracearum* haustorium formation. *Plant. Physiol.* 146:1421–1439.
 26. Feechan, A., Kabbara, S. and Dry, I.B., 2011. Mechanisms of powdery mildew resistance in the *Vitaceae* family. *Mol. Plant. Pathol.* 12:263–274.
 27. Figueriedo, A., Monteiro, F. and Sebastiana, M., 2014. Subtilisin-like serine proteases in plant-pathogen recognition and immune priming: a perspective. *Front Plant Sci.* 5:739.
 28. Flor, H.H., 1971. Current status of the gene-for-gene concept. *Annu. Rev. Phytopathol.* 9:275–296.
 29. Fung, R.W., Gonzalo, M., Fekete, 2008. Powdery mildew induces defense-oriented reprogramming of the transcriptome in a susceptible but not in a resistant grapevine. *Plant Physiol.* 146:236–249.

30. Gao, F., Shu, X., Ali, M., Howard, S., Li, N. and Winterhagen, P., 2010. A functional EDS1 ortholog is differentially regulated in powdery mildew resistant and susceptible grapevines and complements an *Arabidopsis* EDS1 mutant. *Planta* 231:1037–1047.
31. Gao, F., Dai, R., Pike, S., Qiu, W. and Gassmann, W., 2014. Functions of EDS1-like and PAD4 genes in grapevine defenses against powdery mildew. *Plant Mol. Biol.* 86:381–393.
32. Golldack, D., Vera, P. and Dietz, K.J., 2003. Expression of subtilisin-like serine proteases in *Arabidopsis thaliana* is cell-specific and responds to jasmonic acid and heavy metals with developmental differences. *Physiol. Plantarum* 118:64–73.
33. Goodman, R.N. and A. Novacky, 1994. The hypersensitive reaction in plants to pathogens. A resistance phenomenon. *American Phytopathological Society Press. ISBN: 978-0-89054-165-4*.
34. Gorbatenko, I.Y., Onischuk, J.A., Krivtsov, G.G. and Vanyushin, B.F., 1996. Eliciting and growth-regulating effects of chitosan on plants. *Biol. Bull. Russ. Acad. Sci.* 23:327–330.
35. Gupta, P.K., 2005. Molecular biology and genetic engineering. *Rastogi Publications. pp:268–269*.
36. Hamiduzzaman, M.M., Jakeb, G., Barnavon, L., Neuhaus, J.M. and Mauch-Mani, B., 2005. β -Aminobutyric acid-induced resistance against downy mildew in grapevine acts through the potentiation of callose formation and jasmonic acid signaling. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 18:819–829.
37. Hammerschmidt, R., 1999. Phytoalexins: what have we learned after 60 years? *Annu. Rev. Phytopathol.* 37:285–306.
38. Harm, A., Kassemeyer, H.H., Seibicke, T. and Regner, F., 2011. Evaluation of chemical and natural resistance inducers against downy mildew (*Plasmopara viticola*) in grapevine. *Am. J. Enol. Vitic.* 62:184–192.
39. Herrmann, K.M., 1995. The shikimate pathway: early steps in the biosynthesis of aromatic compounds. *The Plant Cell* 7:907–919. (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>).
40. Iriti, M. and Faoro, F., 2007. Review of innate and specific immunity in plants and animals. *Mycopathologia* 164:57–64.
41. Iriti, M. and Faoro, F., 2009. Chitosan as a MAMP, searching for a PRR. *Plant Signal Behav.* 4:66–68.
42. Iriti, M., Vitalini, S., Di Tommaso, G., D'Amico, S., Borgo, M. and Faoro, F., 2011. New chitosan formulation prevents grapevine powdery mildew infection and improves polyphenol content and free radical scavenging activity of grape and wine. *Aust. J. Grape Wine Res.* 17:263–269.
43. Lee, H.I., Leon, J. and Raskin, I., 1995. Biosynthesis and mechanism of salicylic acid. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92:4076–4079.
44. Lindermayr, C., Saalbach, G., Bahnweg, G. and Durner, J., 2006. Differential inhibition of *Arabidopsis* methionine adenosyltransferases by protein S-nitrosylation. *J. Biol. Chem.* 281:4285–4291.
45. Liu, Y., Jin, H., Yang, K., Kim, C., Baker, B. and Zhang, S., 2003. Interaction between two mitogen-activated protein kinases during tobacco defense signaling. *Plant J.* 34:149–160.
46. Liu, S-L., Wu, J., Zhang, P., Hasi, G., Huang, Y., Lu, J. and Zhang, Y.L., 2016. Response of phytohormones and correlation of SAR signal pathway genes to the different resistance levels of grapevine against *Plasmopara viticola* infection. *Plant Physiol. Bioch.* 107:56–66.
47. Maher, E.A., Bate, N.J., Ni, W., Elkind, Y., Dixon, R.A. and Lamb, C.J., 1994. Increased disease susceptibility of transgenic tobacco plants with suppressed levels of preformed phenylpropanoid products. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 91:7802–7806.
48. Mei, C., Qi, M., Sheng, G. and Yang, Y., 2006. Inducible overexpression of a rice allene oxide synthase gene increases the endogenous jasmonic acid level, PR gene expression, and host resistance to fungal infection. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 19:1127–1137.

49. Meng, X. and Tian, S., 2009. Effects of preharvest application of antagonistic yeast combined with chitosan on decay and quality of harvested table grape fruit. *J. Sci. Food Agric.* 89:1838–1842.
50. Meng, X.Z. and Zhang, S.Q., 2013. MAPK cascades in plant disease resistance signaling. *Annu. Rev. Phytopathol.* 51:245–266.
51. Nandeeshkumar, P., Sudisha, J., Ramachandra, K.K., Prakash, H.S., Niranjana, S.R. and Shekar, S.H., 2008. Chitosan induced resistance to downy mildew in sunflower caused by *Plasmopara halstedii*. *Physiol. Mol. Plant P.* 72:188–194.
52. Nürnberger, T. and Kufner, I., 2011. The role of the plant plasma membrane in microbial sensing and innate immunity. *Plant Cell Monogr.* 19:471–483.
53. Orlowska, E., Fiil, A., Kirk, H.G., Llorente, B. and Cvitanich, C., 2011. Differential gene induction in resistant and susceptible potato cultivars at early stages of infection by *Phytophthora infestans*. *Plant Cell. Rep.* 31:187–203.
54. Park, J.S., Kim, J.B., Hahn, B.S., Kim, K.H., Ha, S.H., Kim, J.B. and Kim, Y.H., 2004. EST analysis of genes involved in secondary metabolism in *Camellia sinensis* (tea), using suppression subtractive hybridization. *Plant Sci.* 166:953–961.
55. Pieterse, C.M.J., Leon-Reyes, A., Var der Ent, S. and Van Weers, S.C., 2009. Networking by small-molecule hormones in plant immunity. *Nat. Chem. Biol.* 5:308–316.
56. Qiu, W., Feechan, A. and Dry, I., 2015. Current understanding of grapevine defense mechanisms against the biotrophic fungus (*Erysiphe necator*), the causal agent of powdery mildew disease. *Hort. Res.* 2:15–20.
57. Rohde, A., Morreel, K. and Ralph, J., 2004. Molecular phenotyping of the Pal1 and Pal2 mutants of *Arabidopsis thaliana* reveals farreaching consequences on phenylpropanoid, amino acid and carbohydrate mechanisms. *The Plant Cell.* 16:2749–2771.
58. Roje, S., 2006. S-adenosyl-L-methionine: beyond the universal methyl donor group. *Phytochemistry* 67:1686–1698.
59. Romanazzi, G., Mlikota Gabler, T. and Smilanick, J.L., 2006. Preharvest chitosan and postharvest UV irradiation treatments suppress gray mold of table grapes. *Plant Dis.* 90:445–450.
60. Romanazzi, G., Mlikota Gabler, F., Margosan, D.A., Mackey, B.E. and Smilanick, J.L., 2009. Effect of acid used to dissolve chitosan on its film forming properties and its ability to control postharvest gray mold of table grapes. *Phytopathology* 99:1028–1036.
61. Rosli, H.G., Zheng, Y., Pombo, M.A., Zhong, S., Bombarely, A., Fei, Z., Collmer, A. and Martin, G.B., 2013. Transcriptomics-based screen for genes induced by flagellin and repressed by pathogen effectors identifies a cell wall-associated kinase involved in plant immunity. *Genome Biol.* 14:R139.
62. Ross, A.F., 1961. Systemic acquired resistance induced by localized virus infections in plants. *Virology* 13:340–358.
63. Rossard, S., Luini, E., Perault, J.M., Bonmort, J. and Roblin, G., 2006. Early changes in membrane permeability, production of oxidative burst and modification of PAL activity induced by ergosterol in cotyledons of *Mimosa pudica*. *J. Exp. Bot.* 57:1245–1252.
64. Schmidt, K., Pflugmacher, M., Klages S., Maser, A., Mock, A. and Stahl, D.J., 2008. Accumulation of the hormone abscisic acid (ABA) at the infection site of the fungus *Cercospora beticola* supports the role of ABA as a repressor of plant defence in sugar beet. *Mol. Plant Pathol.* 9:661–673.
65. Segonzac, C. and Zipfel, C., 2011. Activation of plant pattern-recognition receptors by bacteria. *Curr. Opin. Microbiol.* 14:54–61.
66. Sela-Buurlage, M.B., Ponstein, A.S., Bres-Vloemans, S.A., Melchers, L.S., van der Elzen, P.M.J. and Cornelissen, B.J.C., 1993. Only specific tobacco chitinases and β -1,3-glucanases exhibit antifungal activity. *Plant Physiol.* 101:857–863.
67. Shores, M., Harman, G.E. and Mastouri, F., 2010. Induced systemic resistance and plant responses to fungal biocontrol agents. *Annu. Rev. Phytopathol.* 48:21–43.
68. Thomma, B.P.H.J., Nürnberger, T. and Joosten, M., 2011. Of PAMPs and

- effectors: the blurred PTI–ETI dichotomy. *Plant Cell* 23:4–15.
69. Tornero, P., Conejero, V. and Vera, P., 1996. Primary structure and expression of pathogen-induced proteases (PR–P69) in tomato plants: similarity of functional domains to subtilisin-like endoproteases. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 93:6332–6337.
70. Vallad, G.E. and Goodman, R.M., 2004. Systemic acquired resistance and induced systemic resistance in conventional agriculture. *Crop Sci*. 44:1920–1934.
71. van der Hoorn, R.A.L. and Jones, J.D.G., 2004. The plant proteolytic machinery and its role in defence. *Curr. Opin. Plant Biol*. 7, 400–407.
72. van Loon, L.C., Bakker P.A. and Pieterse C.M., 1998. Systemic resistance induced by rhizosphere bacteria. *Annu. Rev. Phytopathol*. 36:453–483.
73. Vidhyasekaran, P., 2007. Fungal pathogenesis in plants and crops: molecular biology and host defense mechanisms. *CRC Press/Taylor Francis Group, Boca Raton*. p 510.
74. Vidhyasekaran, P., 2014. PAMP signals in plant innate immunity: signal perception and transduction. *Springer, Dordrecht*. p.442.
75. Vidhyasekaran, P., 2016. Switching on plant innate immunity signaling systems: bioengineering and molecular manipulation of PAMP–PIMP–PRR signaling complex. *ISBN: 978–3–319–26118–8 (e Book)*.
76. Walsh, P., Bursac, D., Law, Y.C., Cyr, D. and Lithgow, T., 2004. The Jprotein family: modulating protein assembly, disassembly and translocation. *EMBO Reports* 5:567–571.
77. Walters, D.R., 2009. Are plants in the field already induced? Implications for practical disease control. *Crop Prot*. 28:459–465.
78. Wang, C., Zien, C., Afithile, M., Welti, R., Hildebrand, D.F. and Wang, X., 2000. Involvement of phospholipase D in wound-induced accumulation of jasmonic acid in Arabidopsis. *Plant Cell* 12:2237–2246.
79. Wang, K., Liaoa, Y., Kanb, J., Hanb, L. and Zheng, Y., 2015. Response of direct or priming defense against *Botrytis cinerea* to methyl jasmonate treatment at different concentrations in grape berries. *Int. J. Food Microbiol*. 194:32–39.
80. Weng, K., Li, Z.Q., Liu, R.Q., Wang, L., Wang, Y.J. and Xu, Y., 2014. Transcriptome of *Erysiphe necator* infected *Vitis pseudoreticulata* leaves provides insight into grapevine resistance to powdery mildew. *Hort. Res*. 1:14049.
81. Xiang, T., Zong, N., Zou, Y., Wu, Y., Zhang, J., Xing, W., Li, Y., Tang, X., Zhu, L., Chai, J. and Zhou, J.M., 2008. *Pseudomonas syringae* effector AvrPto blocks innate immunity by targeting receptor kinases. *Curr. Biol*. 18:74–80.
82. Xu, Z.S., Xia, L.Q., Chen, M., Cheng, X.G., Zhang, R.Y., Li, L.C., Zhao, Y.X., Lu, Y., Ni, Z.Y., Liu, L., Qiu, Z.G. and Ma, Y.Z., 2007. Isolation and molecular characterization of the *Triticum aestivum* L. ethylene-responsive factor 1 (TaERF1) that increases multiple stress tolerance. *Plant Mol. Biol*. 65:719–732.
83. Yang, Y., J. Shah and D.F. Klessig, 1997. Signal perception and transduction in plant defense responses. In: *Genes & Development II: 1621–1639. Cold Spring Harbor Laboratory Press. ISSN: 0890–9369*.
84. Yang, K.Y., Liu, Y.D. and Zhang, S.Q., 2001. Activation of a mitogen-activated protein kinase pathway is involved in disease resistance in tobacco. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98:741–746.
85. Zhang, L., Kars, I., Essenstam, B., Liebrand, T.W.H., Wagemakers, L., Elberse, J., Tagkalaki, P., Tjoitang, D., Ackerveken, G. and van Kan, J.A.L., 2014. Fungal endopolygalacturonases are recognized as microbe-associated molecular patterns by the Arabidopsis receptor-like protein Responsiveness to Botrytis Polygalacturonases 1. *Plant Physiol*. 164:353–364.